第 38 卷第 2 期 生 态 学 报 Vol.38,No.2
2018 年 1 月 ACTA ECOLOGICA SINICA Jan.,2018

DOI:10.5846/stxb201610282203
韩风森,王晓琳,胡聃.北京典型树种木质组织碳释放速率温度敏感性的时间变化规律和铅锤分异特征.生态学报,2018,38(2):595-605.
Han F S, Wang X L, Hu D.Temporal dynamics and vertical variations in the temperature sensitivity of woody-tissue CO_2 efflux for typical tree species in Beijing.Acta Ecologica Sinica,2018,38(2):595-605.

北京典型树种木质组织碳释放速率温度敏感性的时间变化规律和铅锤分异特征

韩风森[1,2],王晓琳[3],胡 聃[1,*]
1 中国科学院生态环境研究中心,北京 100085
2 中国科学院大学,北京 100049
3 中国农业科学院烟草研究所,青岛 266101

摘要:采用红外气体分析法(IRGA)于 2014 年 1—12 月原位测定了北京市 4 个典型树种(国槐 *Sophora japonica*,旱柳 *Salix matsudana*,华北落叶松 *Larix principis-rupprechtii* 和侧柏 *Platycladus orientalis*)在不同高度上的木质组织 CO_2 通量速率(E_{CO_2}),旨在比较不同树种间 E_{CO_2} 及其温度敏感性(Q_{10})的时间变化规律和铅锤分异特征。研究结果显示:(1) 4 个树种的 E_{CO_2} 均表现为单峰型季节变化规律,生长月份内的 E_{CO_2} 显著高于非生长月份,温度和枝干的径向生长是影响 E_{CO_2} 季节变化的主要因素;(2) E_{CO_2} 对温度的敏感性在夏季月份明显降低,且出现明显的垂直分异:Q_{10} 随测量高度的增加而增加,呈现出非连续的阶梯分布;(3)在日间尺度上,阔叶树种 E_{CO_2} 对温度的感性系数 Q_{10} 出现昼夜不对称现象,晚上 Q_{10} 明显升高。准确量化 E_{CO_2} 的时间变化规律和铅锤分异特征,细化不同时间尺度下 E_{CO_2} 对温度的响应特征,成为准确估算木质组织碳排放的前提条件。

关键词:木质组织 CO_2 通量速率;温度敏感系数;Q_{10};铅垂变化;日不对称性

Temporal dynamics and vertical variations in the temperature sensitivity of woody-tissue CO_2 efflux for typical tree species in Beijing

HAN Fengsen[1,2], WANG Xiaolin[3], HU Dan[1,*]
1 *Research Center for Eco-environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100085, *China*
2 *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*
3 *Tobacco Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Qingdao* 266101, *China*

Abstract: CO_2 efflux (E_{CO_2}) from stems and branches is important in the regulation of biomass productivity and maintenance of carbon balance in terrestrial ecosystems. E_{CO_2} is a temperature-sensitive physiological process. An increase in temperature could promote the activities of enzymes, decrease the gas solubility, and improve the diffusion coefficient of CO_2. Until recently, great uncertainties relevant to the variations in E_{CO_2} and their temperature-sensitivity (expressed in terms of Q_{10}) remain poorly assessed because of the lack of continuous sampling, both in time series and space sequence. Understanding the effect of temperature on E_{CO_2} at different time scales is important to accurately upscale the chamber-based CO_2 measurements to the whole-stem. To investigate the temporal dynamics and vertical variations in woody-tissue E_{CO_2} and their temperature sensitivity, the hourly E_{CO_2} at four different heights (10, 130, 240, and 370 cm) of the four typical tree species (*Sophora japonica*, *Salix matsudana*, *Larix principis-rupprechtii*, and *Platycladus orientalis*) was observed using an Li-8100 automatic instrument (LI-Cor, Inc, NE, USA) on two consecutive days per month throughout 2014 in an artificial

基金项目:国家自然科学基金重点项目(41571482)
收稿日期:2016-10-28; **网络出版日期**:2017-09-14
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: hudan@rcees.ac.cn

mixed forest plantation near Beijing. Simultaneously, the meteorological conditions (air temperature, relative humidity, and woody-tissue temperature) and stem radial increment were monitored using the HOBO Pro V2 probes (Onset Computer Corporation, Bourne, MA, USA) and dendrometer (CR10X, Campbell Scientific, Logan, UT, USA), respectively. The results indicated that: (1) the E_{CO_2} of the four tree species showed similar seasonal variations, characterized by a significantly higher E_{CO_2} in the growing months than in the dormant months. Together, the woody-tissue temperature (T_W) and stem radial diameter increment (Di) of the trees explained the seasonal variation of E_{CO_2}; (2) Our study showed that the temperature-sensitivity coefficient, Q_{10}, was not a constant, as assumed in some models, but was instead highly dependent on the measurement temperature. A lower Q_{10} was observed in the summer months, but a higher value was observed in the dormant months. A strong vertical variation in Q_{10} was observed during the growing season, showing a gradient increment with height along the trunk, and the vertical variation disappeared in the dormant months; (3) Based on the strength of correlations between stem (T_W) and air temperature (T_A), the daytime was divided into four periods. In growing months, the night-time temperature-sensitivity coefficient Q_{10} was significantly higher than that of day-time values, especially for the two deciduous species (*Sophora japonica* and *Salix matsudana*). This result implies that E_{CO_2} is more sensitive to temperature in the night than in the daytime, and the temperature responses of E_{CO_2} estimated by only daytime measurement can lead to the underestimated stem respiration, especially considering that the temperature increase is faster during the night-time. In contrast, the diurnal asymmetry of Q_{10} disappeared in the dormant months, i.e., no significant difference was observed between each of the four periods. The quantitative analysis of the temporal dynamics and vertical variations of E_{CO_2}, as well as what factors are driving these changes, would help us to improve our knowledge of the E_{CO_2} processes and understand how climatic changes affect forest carbon budgets.

Key Words: woody-tissue CO_2 efflux rates; temperature-sensitivity coefficient; Q_{10}; vertical variation; diurnal asymmetry

木质组织碳排放(E_{CO_2})是陆地生态系统碳平衡的重要组成部分[1-3],分别占北方针叶林和温带阔叶林地上碳排放总量的25%—50%[4],因而对林业生产和群落碳收支起到至关重要的作用[5-8]。目前,关于E_{CO_2}的研究主要集中在自然生态系统中,对城市环境下人工群落中木质组织碳排放规律的报导相对欠缺。

在现有研究中,木质组织碳通量观测多局限于树干中的某一个点(通常为胸径位置),测定其白天的CO_2释放速率[9-10],并基于这种非连续的位点测量,对个体或群落水平的E_{CO_2}进行估算[11-13]。但越来越多的研究认为,E_{CO_2}本身的时间变化和铅垂变异性对木质组织碳估算带来很大误差[14-21]。季节性的生态因子变化和植物的生长代谢规律,是造成E_{CO_2}季节动态和昼夜变化的主要原因[18,22]。此外,温度和活细胞含量在同一个体内的梯度变化,使E_{CO_2}在个体内存在明显的铅锤分异特征[14,23]。准确量化E_{CO_2}的时间变化规律和空间分异特征,成为准确估算木质组织碳排放的前提条件。

在所有生物和非生物因子中,温度被认为是调控木质组织碳排放速率的关键因素[4,8,22,24-27]。通常情况下,木质组织E_{CO_2}随温度呈指数增长,E_{CO_2}对温度的响应程度用温度敏感系数Q_{10}(即温度每升高10℃,E_{CO_2}变化的倍数)来表示[1,2,14,19,28-29],在绝大多数生态系统模型中被设为常数2.0[28,30]。但近年来,有研究发现Q_{10}在不同树种之间存在较大差异[31-34],例如日本扁柏和北美短叶松的Q_{10}值变化区间为1.2—3.2[22,35],而白杨和挪威云杉则集中分布在1.0—1.7和1.9—2.6之间[4,15]。据最新报道,绝大部分树种的Q_{10}范围在1.0—6.0之间变化,平均数值约为2.0[36]。除种间差异外,Q_{10}在同树种内或某一个体内部也存在极大的变异性[16,37-39]。无论Q_{10}的种间差异还是种内变化,均随测量季节或测量温度的改变而发生变化[15,18]。

为深入探究木质组织碳排放规律及其影响因素,本研究选取北京市4个典型树种(国槐、旱柳、华北落叶松和侧柏)作为研究对象,对每个树种不同高度上的木质组织碳排放规律及其气象因子和形态指标做了连续观测。旨在:(1)比较不同树种之间的碳排放差异及其时空动态;(2)探究木质组织碳排放对温度的响应在不

同时间尺度下的变化规律,以及特定时间内不同高度上的分异特征。

1　材料和方法

1.1　研究区概况

研究区位于北京市海淀区东升八家郊野公园(40.03°N,116.33°E),属于典型的温带半湿润季风型大陆性气候,夏季炎热多雨,冬季寒冷干燥,2014 年年平均气温为 13.4℃,年降水量为 590—600 mm,降水时间多集中于夏季。该样地占地面积 101.45 hm^2,森林覆盖率达到 70%以上,林分密度约为 870 株/hm^2,平均树高和胸径分别为(8.5±0.8) m 和(11.3±1.4) cm(2013 年调查数据)。该样地内阔叶树种主要是国槐(*Sophora japonica*)和旱柳(*Salix matsudana*),针叶树种以华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)和侧柏为主(*Platycladus orientalis*),4 个树种占该人工群落地上生物量的 80%以上。其中,阔叶树种在 4 月份出现叶片,9 月份开始落叶;针叶树种全年长有叶片,但木质组织的径向生长主要集中在 5—9 月。

1.2　样地设置和试验方法

按群落内个体径级分布,采用分层抽样的方法选取样地内生长良好的国槐、旱柳、华北落叶松和侧柏各 3 株作为本次实验的研究对象。于 2014 年 1 月至 12 月期间,逐月观测其 E_{CO_2} 排放规律,以及相应的气象因子(大气温度、湿度、光照和树干内部温度)和形态指标(径向生长速率)。实验所选取的 12 株样树高度和胸径范围分别为 8.37—16.4 m 和 16.5—31.5 cm(表 1)。

1.2.1　样点设置和 E_{CO_2} 测定

在每株样树上,我们选择 4 个高度作为本次研究的观测样点,即 10、130、240、330 cm,分别对应树干的基部、胸高、顶部及一级分枝位置。木质组织碳通量测定设定在 2014 年 1—12 月的中上旬进行,昼夜连续观测木质组织碳排放速率(以单位面积表示)。木质组织 E_{CO_2} 测定装置采用 LI-8100 土壤碳通量测量系统(LI-COR, Lincoln, USA)及自制呼吸环(Polyvinyl Chloride, 60 P)。在测量模式下,非色散红外气体分析仪(IRGA)用于监测密闭气室内的 CO_2浓度变化,然后通过数据记录器拟合气室内 CO_2浓度随时间的线性变化,进而计算出木质组织表面的碳排放速率。每次测量前,都要检查呼吸气室的气密性,确保呼吸环不漏气。测量时,控制空气流速为 0.5 L/min,测量结束后及时取走呼吸气室,以防影响树木的正常生长和代谢。为避免太阳辐射,所有样点选择在树干的背光面(即北面)。

表 1　样树基本特征

Table 1　Basic characteristics of the sampled trees

树种 Species	代码 Codes	高度 Heights/m	测点位置直径 Diameter at measurement point/cm							
			10[a]		130[a]		240[a]		330[a]	
			D	SVS	D	SVS	D	SVS	D	SVS
国槐	So_1	10.7	19.6	0.098	16.5	0.082	15.7	0.078	10.5	0.055
Sophora japonica	So_2	12.6	22.4	0.112	19.6	0.098	17.2	0.086	11.8	0.058
	So_3	14.7	26.3	0.131	22.3	0.112	18.6	0.093	14.5	0.072
旱柳	Sa_1	16.4	31.6	0.158	26.7	0.133	21.5	0.108	17.6	0.088
Salixmatsudana	Sa_2	17.2	32.5	0.162	28.6	0.143	18.9	0.094	16.2	0.081
	Sa_3	19.7	35.5	0.177	31.5	0.158	30.2	0.151	25.5	0.128
华北落叶松	La_1	8.37	18.6	0.093	16.6	0.083	13.8	0.079	12.4	0.062
Larix principis-	La_2	10.7	20.1	0.100	18.4	0.092	16.6	0.083	14.5	0.072
Rupprechtii	La_3	11.4	24.2	0.121	21.3	0.106	22.7	0.113	20.8	0.104
侧柏	Pl_1	10.1	18.7	0.093	17.7	0.088	16.2	0.081	11.6	0.058
Platycladus orientalis	Pl_2	11.6	20.2	0.101	18.6	0.093	18.0	0.090	14.7	0.073
	Pl_3	13.8	22.7	0.113	21.3	0.106	20.6	0.103	16.2	0.081

a:测量高度, heights for measurement (cm);D:测点直径,diameters at measurement point (cm);SVS:单位面积内的边材体积,sapwood volume per unit of stem surface (cm^3/cm^2)

1.2.2 气象因子和径向生长测定

木质组织 E_{CO_2} 测定期间，同步测定大气温度、湿度及树干温度。空气温度和相对湿度的测定采用美国 Onset 公司生产的 HOBO Pro V2 U23-002 温湿度探头（Onset Computer Corporation，Bourne，MA，USA），该探头的温度精度及分辨率分别为±0.21℃和 0.02℃（适用范围 0 和 50℃之间），湿度精度及分辨率分别为±2.5%和 0.1%（适用范围 10%和 90%之间）。枝干温度测定采用同公司生产的 HOBO Pro V2 U23-004 温度探头，其精度和分辨率与 U23-002 相同。大气温湿度及枝干温度的测量时间间隔均为 2 min。枝干径向生长速率采用测树器进行测量（CR10X，Campbell Scientific，Logan，UT），月末与月初的直径差值代表当月的径向生长量。

1.3 温度敏感性系数 Q_{10} 的计算

木质组织碳排放对温度的敏感性系数，通过 E_{CO_2} 与木质组织温度（T_W）的指数拟合方程来计算[24]：

$$E_{CO_2} = E_0 \times e^{KT_W} \qquad (1)$$

其中，E_{CO_2} 和 E_0 分别为温度 T_W 和 0℃下木质组织的碳通量速率（μmol m^{-2} s^{-1}），K 为 E_{CO_2} 和 T_W 的拟合参数（表征 E_{CO_2} 对温度的敏感程度）。相应地，温度敏感系数 Q_{10} 计算为：

$$Q_{10} = e^{10K} \qquad (2)$$

在比较 Q_{10} 的季节变化时，将每个树种在当前月份内的 E_{CO_2} 与 T_W 进行单独拟合，并计算出每个树种在当前月份内的 Q_{10} 值；在对 Q_{10} 的日不对称性分析中，根据树干温度与大气温度的相关关系将一天之内划分 4 个时段，并将每个时段内的 E_{CO_2} 与 T_W 进行单独拟合，计算出该时段内的 Q_{10} 值。

1.4 数据处理

不同数据组之间的差异性比较，采用 SPSS 19.0 中的单因素方差（one-way ANOVA）和最小显著差异法分析（LSD）。分析温度和径向生长对木质组织碳通量的季节变化影响时，选择温度和径向生长为自变量，木质组织碳通量速率为因变量做多重线性回归分析，利用各自变量与因变量之间的偏相关系数的绝对值来判断温度和径向生长对木质组织碳通量的影响程度。

2 结果和分析

2.1 E_{CO_2} 的季节动态和影响因子分析

实验期间，4 个树种在单位面积内的木质组织表面 CO_2 通量速率（E_{CO_2}）均表现为单峰型季节变化节律，从 1 月份开始，E_{CO_2}（μmol m^{-2} s^{-1}）随枝干温度（T_W）的增加而增加，到 7 月（旱柳和侧柏）、8 月份（国槐和华北落叶松）达到最高，之后缓慢下降，12 月降为最低，与 T_W 季节变化格局基本一致（$P<0.05$）。但在不同树种间，枝干 E_{CO_2} 存在明显差异，阔叶树种（国槐、旱柳）的年均 E_{CO_2} 水平（国槐和旱柳分别为（1.89±0.57） μmol m^{-2} s^{-1} 和（1.72±0.44） μmol m^{-2} s^{-1}）显著高于针叶树种（华北落叶松和侧柏分别为（1.50±0.45） μmol m^{-2} s^{-1} 和（1.41±0.46） μmol m^{-2} s^{-1}）（$P<0.05$），且夏季尤为明显（图 1）。

为排除温度对 E_{CO_2} 的影响，对所有月份内 E_{CO_2} 进行温度归一化处理（用 E_0 表示）后发现，E_0 仍存在明显的季节变化，并且与木质组织径向生长模式基本一致。为进一步分析枝干 E_{CO_2} 季节变化的影响因素，本研究选取组织温度、径向生长速率及其组合为自变量，E_{CO_2} 为因变量做线性回归分析，发现加入温度、径向生长及其组合变量后，其拟合程度明显高于单一变量。这一结果表明，温度和木质组织的径向生长共同影响 E_{CO_2} 的季节变化。通过对两因子的偏相关分析发现，在温度和径向生长中，E_{CO_2} 对温度的响应更加敏感（图 1，表 2）。

2.2 E_{CO_2} 的温度敏感性（Q_{10}）

2.2.1 季节变化和铅锤梯度分布

对于本研究所选取的 4 个树种，温度是影响 E_{CO_2} 季节变化的主导因素。但对于不同的树种而言，E_{CO_2} 对温度的敏感程度存在显著差异（图 2）。本研究中，国槐、旱柳、华北落叶松和侧柏的年均 Q_{10} 值分别为2.32，2.09，2.57 和 2.49，针叶树种的温度敏感性系数（Q_{10}）显著高于阔叶树种。

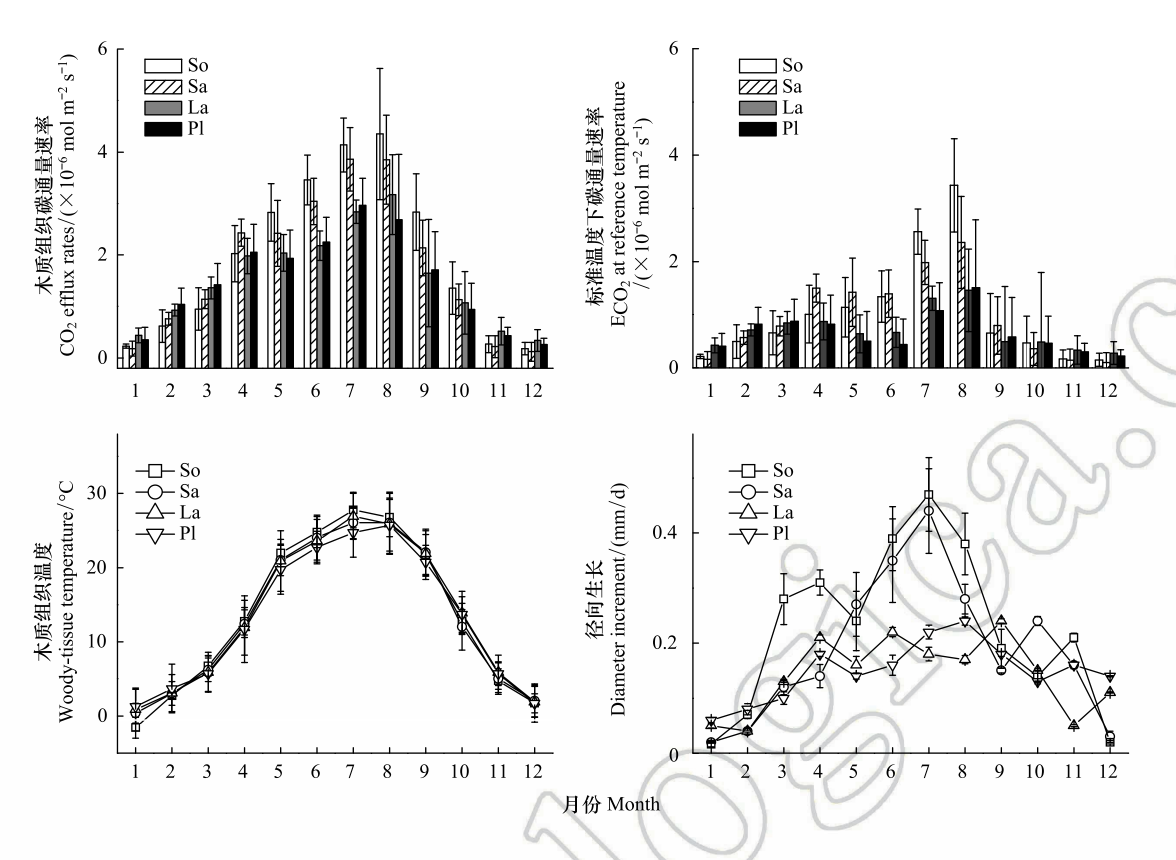


图 1　枝干呼吸速率 E_{CO_2}、温度归一化后的(0℃)的 E_{CO_2}、枝干温度(T_W)和径向增长速率的季节变异

Fig.1　Seasonal variations of CO_2 efflux rates, CO_2 efflux rates at the reference temperature 0℃, woody-tissue temperature and monthly diameter increment for 4 tree species

So: 国槐, *Sophora japonica*; Sa: 旱柳, *Salix matsudana*; La: 华北落叶松, *Larix principis-rupprechtii*; Pl: 侧柏, *Platycladus orientalis* 图中数据为平均值±标准差,平均值为树种内 3 个样本在 4 个高度上的月平均值,误差棒代表各指标在不同个体间的变异程度,用均值的一倍方差表示(n=12)

表 2　木质组织碳通量及其影响因子线性回归系数和各因子偏相关系数表

Table 2　Linear regression relationship between E_{CO_2} and the influencing factors and their partial correlation coefficients for 4 tree species

树种 Species	自变量 Independent variables	线性回归 Linear regression relationship		多重线性回归分析 Multiple linear regression analysis			
		斜率 Slop	R^2	偏相关系数 Rp	R^2	n	P
国槐	温度 T_W	0.122	0.617**	0.027	0.241	75	0.035
Sophora japonica	径向生长 R	0.539	0.532*	0.012			
	组合变量 T_W+R	0.411	0.894**				
旱柳	温度 T_W	0.157	0.544**	0.032	0.355	77	0.013
Salix matsudana	径向生长 R	0.416	0.613**	0.008			
	组合变量 T_W+R	0.242	0.722**				
华北落叶松	温度 T_W	0.217	0.648**	0.046	0.147	80	0.043
Larix principis-	径向生长 R	0.039	0.432*	0.005			
rupprechtii	组合变量 T_W+R	0.216	0.755**				
侧柏	温度 T_W	0.244	0.625**	0.057	0.083	80	0.036
Platycladus orientalis	径向生长 R	0.102	0.178	0.013			
	组合变量 T_W+R	0.315	0.751**				

T_W:日均温,mean daily temperature;R:月径向生长速率,Monthly radial growth rate;Rp:偏相关系数,Partial correlation coefficients; **:P<0.01; *:P<0.05

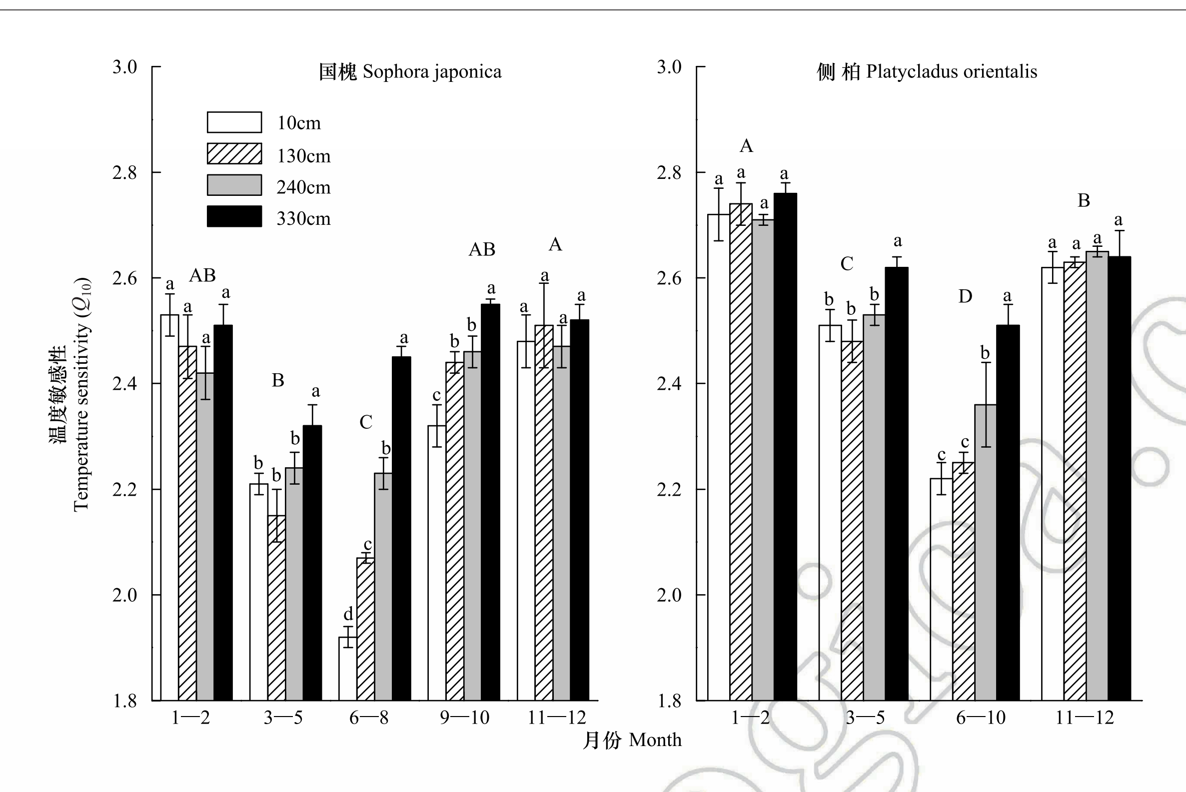


图 2 温度敏感性系数(Q_{10})的垂直梯度分布

Fig.2 Vertical variations in temperature-sensitivity coefficient (Q_{10})

阔叶和针叶分别以国槐(a)和侧柏(b)为例;不同大写字母代表不同月份之间存在差异性差异,不同小写字母代表不同高度之间存在差异(P<0.05),图中数据为平均值±标准差(n=3)

根据 Q_{10}在不同月份之间有无显著性差异,将全年分为 4—5 个时间区间。图 2 中,分别以国槐和侧柏为例,E_{CO_2}对温度的敏感性在夏季最低,冬季最高。在树木的生长阶段(3—10 月份),木质组织碳排放速率对温度的敏感性(Q_{10})存在明显的垂直梯度,且不同月份其分布模式不同。总体上,Q_{10}随木质组织高度的增加而增加。其中,阔叶树种(以国槐为例)的铅锤变异程度大于针叶树种(以侧柏为例)。对于本研究所选取的 4 个树种,Q_{10}在铅垂梯度上的分布模式为:夏季(6—8 月),阔叶树种的 Q_{10}值在 4 个高度间均存在显著差异(P<0.05),针叶树种的树干顶部(270 cm)和一级分枝(330 cm)Q_{10}明显高于另外两个高度(P<0.05),树干基部(10 cm)和胸高位置(130 cm)之间差异不明显(P > 0.05);春(3—5 月)、秋(9—10)季节阔叶树种的垂直分区模式发生变化,分别由夏季的 4 区变为 2 区或 3 区,而针叶树种的仍保持夏季原有的 3 区模式;在冬季月份(1—2 和 11—12),木质组织 E_{CO_2}温度敏感性在 4 个高度之间差异不显著(P > 0.05),垂直分布模式消失(图 2)。

2.2.2 日间分区和 Q_{10}日不对称性分析

为比较 Q_{10}在日间尺度上的变异特征,本研究选取树木的典型生长月份(7 月)和非生长月份(1 月)做了对比研究。根据气温(T_A)与枝干温度(T_W)之间的相对高低和相关性强弱可以将一天分为 4 个时段,分别为 00:00—05:00,05:00—10:00,10:00—15:00 和 15:00—24:00(图 3)。在每个时段内,T_W与 T_A之间存在极强的相关性(R^2> 0.70, P<0.01),且 T_W明显滞后于 T_A(图 3 中逆时针)。在不同时段内,其相关性明显不同(生长季节尤为明显):以国槐树干的胸高位置(130 cm)为例(其他高度或树种特点与之相似,表 3),在生长月份(7 月为代表),10:00—15:00 和 00:00—05:00 为枝干快速传热阶段,T_W与 T_A的相关系数分别为 0.33(R^2 = 0.93,P<0.001)和 0.36(R^2 = 0.99,P<0.001)。其中,时段 10:00—15:00 内,T_A高于 T_W,后者随前者的升高而迅速升高;而时段 00:00—05:00 内,T_W高于 T_A,此段内大气温度变化缓慢,而枝干内部温度下降较快。05:00—10:00(T_W随 T_A缓慢上升)和 15:00—00:00(T_W随 T_A缓慢下降)为慢速传热阶段,此时气温高于枝干温度,枝

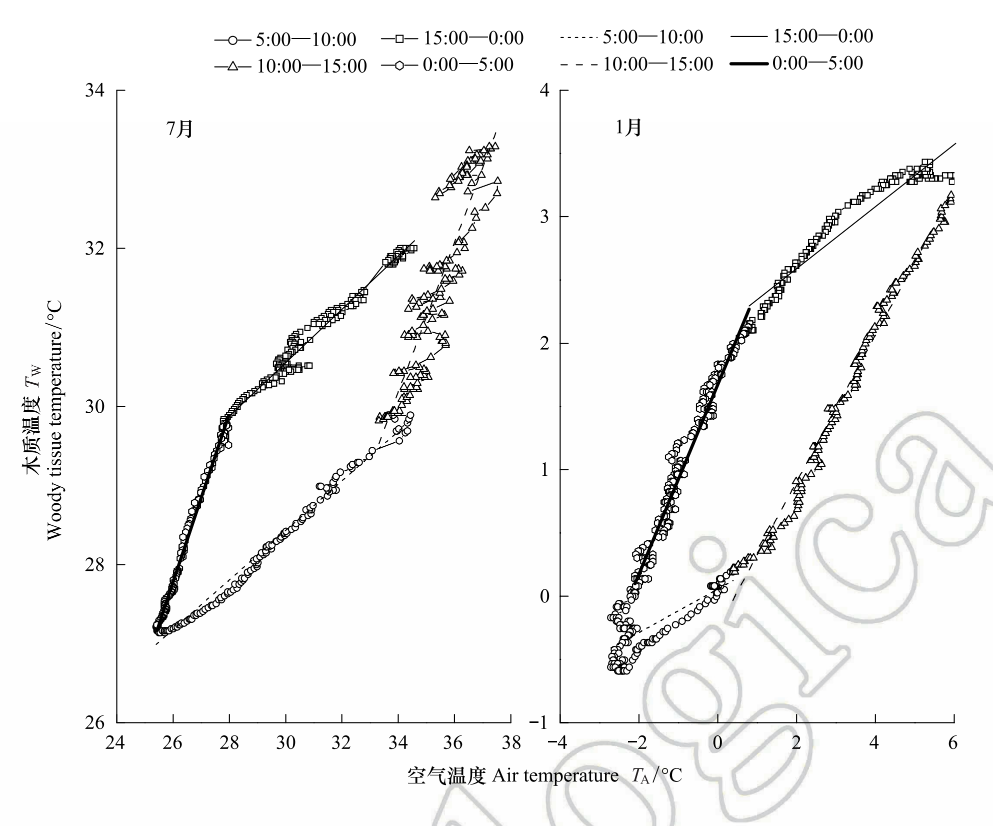


图 3　不同时段内枝干-大气温度相关分析(以 130 cm 高度为例)

Fig.3　Correlation analysis of branches-air temperature in different periods of time

干温度与气温的相关系数相对较低,分别为 0.22(R^2=0.98,P<0.01)和 0.17(R^2=0.88,P<0.01)。在非生长月份(以 1 月为例),T_W和 T_A的相关性在各时段内差异不大(图 3)。

表 3　生长季节枝干温度和大气温度相关分析

Table 3　Analysis of the relationship between woody-tissue temperature and air temperature at different heights for growing month

高度 Heights/cm	分段区间 Time interval	回归方程 Regression equation	R^2	斜率方差 Slope-Se	截距方差 Intercept Se	P
10	05:00—10:00	Y=0.1557x + 21.635	0.8983	0.00428	0.12563	0.00
	10:00—15:00	Y=0.1831x + 18.460	0.9234	0.00481	0.14185	0.00
	15:00—00:00	Y=0.0638x + 26.916	0.6495	0.00229	0.06385	0.00
	00:00—05:00	Y=0.0497x + 23.934	0.7210	0.00252	0.06497	0.00
130	05:00—10:00	Y=0.2172x + 20.210	0.9774	0.00269	0.08157	0.00
	10:00—15:00	Y=0.3263x + 15.904	0.9333	0.32633	0.24774	0.00
	15:00—00:00	Y=0.1696x + 21.389	0.8837	0.00300	0.08594	0.00
	00:00—05:00	Y=0.3578x + 16.406	0.9866	0.00341	0.08848	0.00
240	05:00—10:00	Y=0.2996x + 18.537	0.9938	0.00139	0.05854	0.00
	10:00—15:00	Y=0.4588x + 12.843	0.8923	0.01455	0.47264	0.00
	15:00—00:00	Y=0.2917x + 18.995	0.9470	0.00337	0.09809	0.00
	00:00—05:00	Y=0.5418x + 12.335	0.9851	0.00545	0.14262	0.00
330	05:00—10:00	Y=0.3641x + 17.516	0.9876	0.00334	0.10297	0.00
	10:00—15:00	Y=0.6990x + 7.007	0.9532	0.01413	0.46063	0.00
	15:00—00:00	Y=0.3977x + 17.504	0.9790	0.00284	0.08469	0.00
	00:00—05:00	Y=0.6058x + 11.948	0.9572	0.01046	0.27682	0.00

为探究 Q_{10}的昼夜变化特征,本研究选择了生长月份(6—8 月)和非生长月份(1—3 月),对 4 个时段内的 Q_{10}作了比较。研究结果显示:在树木的生长阶段(6—8 月份),阔叶树种 E_{CO_2}对温度的敏感性存在昼夜不对称性,即晚上 Q_{10}值显著高于白天;在非生长月份(1—3 月),这种不对称性消失。全年内,针叶树种在不存在日不对称性(图 4)。

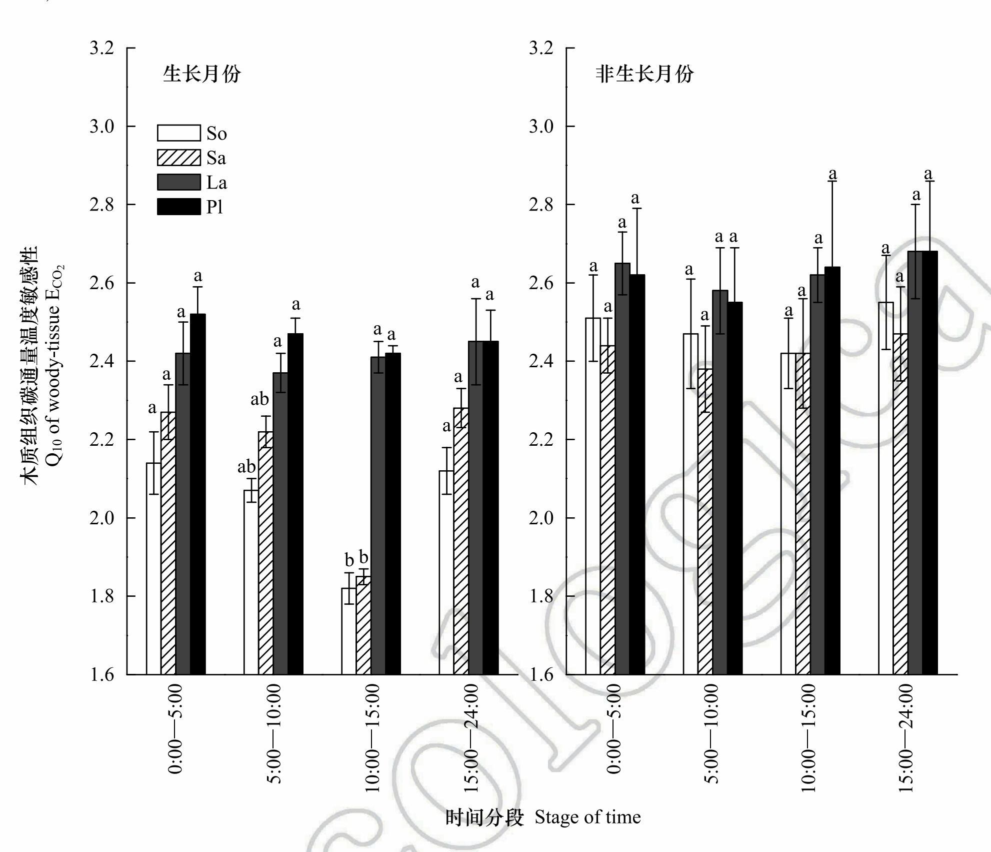


图 4 温度敏感性系数(Q_{10})的日不对称分析

Fig.4 Daily asymmetry of temperature-sensitivity coefficient (Q_{10})

典型生长月份(6—8 月)和非生长月份内 Q_{10}的日不对称比较,不同小写字母代表一天内不同时段之间存在差异($P<0.05$),图中数据为平均值±标准差($n=3$)

3 结果与讨论

本研究所选取的 4 个树种,枝干表面 CO_2通量速率(E_{CO_2})均表现为单峰型季节变化节律(图 1),与先前 Ceschia 等和 Gruber 等在欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica* L.)和瑞士五针松(Pinus cembra L.)中得到的结论相一致[16,40]。通过对 E_{CO_2}和木质组织温度(T_w)的回归分析发现,两者之间存在极强的正相关关系(表 2)。因此,Tw 是导致 E_{CO_2}季节变化的因素之一,这与前人的研究结果吻合[8,19,28]。同时,本研究也发现,T_w的本身并不能完全解释 E_{CO_2}的季节变异性,温度归一化处理后的 E_{CO_2}(归一到 0℃,用 E_0表示)仍呈现单峰或双峰型季节变化节律(图 1)。对于研究中的 4 个树种,E_{CO_2}与对应月份内枝干直径增长速率有明显的强相关关系($P<0.05$)(表 2),该结果表明 E_{CO_2}除了受温度影响以外,还与树木本身的生长状况密切相关[41]。这可能是由于在生长期间,植物体通过加强呼吸速率来为细胞分化以及随后的胞壁加厚以及木质化等过程提供更多的呼吸底物,以实现正常生长[42]。此外,树木生长期间皮孔对水汽的渗透性增加,也可能会导致植物体内 CO_2向周边大气的排放增多。以上结果表明,枝干呼吸的季节变化除了受组织温度影响以外,还与树木生长状况甚至树皮的组织结构密切相关[43]。

本研究中国槐,旱柳,华北落叶松和侧柏的年均 Q_{10} 值分别为 2.32,2.09,2.57 和 2.49,略高于生态系统模型中的默认值 2.0[36]。E_{CO_2} 对不同时间尺度上的温度变化,有不同程度的敏感性[44]。本研究发现,E_{CO_2} 在短时间内(日间尺度)的温度响应特征与长时间内(年内尺度)的温度响应特征存在明显的不同。年际尺度上的生长代谢和昼夜尺度上的液流变化等因素会直接影响 E_{CO_2} 与温度之间的相关关系[45],因此精细尺度上的温度敏感性计算更能反应 E_{CO_2} 对温度的响应[44,46]。通过对每个月份内的 Q_{10} 对比研究发现,E_{CO_2} 对温度的敏感性存在明显的季节变化。夏季 E_{CO_2} 对温度的敏感性显著小于冬季(图 2),Q_{10} 随树干组织温度的升高而降低,与之前的研究结果相一致[25]。这可能是因为在低温环境下,酶活性是抑制呼吸的主要因素,而高温环境下底物供应成为限制因素,植物为了适应这种转变而做出的生理生态响应[47]。

同时,E_{CO_2} 对温度的敏感性在不同月份内表现为不同的日间变化动态,在树木的生长月份,E_{CO_2} 对温度的敏感性呈现出明显的垂直梯度分区。例如,6—8 月份,国槐的 Q_{10} 值从树干基本的 1.92 增至一级分支的 2.45(图 2)。一定程度上,皮层的薄厚程度会直接影响到 CO_2 气体向周边大气的扩散,从而改变 E_{CO_2} 对温度的敏感性[48],使得 E_{CO_2} 对温度的响应呈现出自上而下的梯度变化。另一方面,不同径级与大气之间的传热快慢也会影响到 E_{CO_2} 对温度的敏感性。对于细径而言,枝干与大气之间可以快速达到热量平衡,从而表现为细径级的温度敏感性明显升高[49]。除此之外,木质组织的代谢活性也会影响到 E_{CO_2} 对温度的敏感性,本研究发现一级分枝的代谢活性明显高于其他径级(图 1),高的代谢活性可以促进 CO_2 气体的外部释放,进而改变木质组织对外界环境的响应[50]。

在一天中,木质组织与大气温度之间的平衡存在明显的时间分区(图 3)。中午时段(10:00—15:00),木质组织与大气之间的传热最为迅速,但相应的温度敏感性最低(图 4)。这可能是由于午间温度迅速升高导致:有研究发现植物呼吸对温度的敏感性会随温度的升高而降低,例如,Tjoelker 等发现叶片温度每升高 1℃,温度敏感性系数 Q_{10} 降低 0.04[51]。除此之外,光合作用的"午间抑制"也可能是造成 Q_{10} 值在白天下降的原因之一。光合作用的抑制和气孔的关闭都会造成 E_{CO_2} 下降,进而改变 E_{CO_2} 对温度的敏感性[52]。在绝大多数生态系统模型中,Q_{10} 被设置为常数 2.0,与白天的 Q_{10} 数值相似,但远远低于晚上的 Q_{10} 值,因此会对晚上的碳排放估测造成误差。因此,本研究表明,在对木质组织碳排放进行估算时,应根据问题所涉及的时-空间尺度,选择合适的 Q_{10} 值进行自下而上的碳推算。

参考文献(References):

[1] Ryan M G, Hubbard R M, Clark D A, Sanford R L Jr. Woody-tissue respiration for *Simarouba amara* and *Minquartia guianensis*, two tropical wet forest trees with different growth habits. Oecologia, 1994, 100(3): 213-220.

[2] Maier C A, Albaugh T J, Allen H L, Dougherty P M. Respiratory carbon use and carbon storage in mid-rotation loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantations: the effect of site resources on the stand carbon balance. Global Change Biology, 2004, 10(8): 1335-1350.

[3] 石立新, 王传宽, 许飞, 王兴昌. 四个温带树种树干呼吸的时间动态及其影响因子. 生态学报, 2010, 30(15): 3994-4003.

[4] Lavigne M B, Ryan M G. Growth and maintenance respiration rates of aspen, black spruce and jack pine stems at northern and southern BOREAS sites. Tree Physiology, 1997, 17(8/9): 543-551.

[5] 朱娟, 班远冲. 陆地生态系统呼吸温度敏感性及影响因素研究. 环境科学与管理, 2017, 42(1): 158-161.

[6] Amthor J S. Plant respiratory responses to the environment and their effects on the carbon balance//Wilkinson R E, ed. Plant-Environment Interactions. New York: Marcel Dekker, 1994: 501-554.

[7] Valentini R, De Angelis P, Matteucci G, Monaco R, Dore S, Mucnozza G E S. Seasonal net carbon dioxide exchange of a beech forest with the atmosphere. Global Change Biology, 1996, 2(3): 199-207.

[8] Zha T S, Kellomäki S, Wang K Y, Ryyppö A, Niinistö S. Seasonal and annual stem respiration of Scots pine trees under boreal conditions. Annals of Botany, 2004, 94(6): 889-896.

[9] Maier C A, Clinton B D. Relationship between stem CO_2 efflux, stem sap velocity and xylem CO_2 concentration in young loblolly pine trees. Plant, Cell & Environment, 2006, 29(8): 1471-1483.

[10] Teskey R O, Saveyn A, Steppe K, McGuire M A. Origin, fate and significance of CO_2 in tree stems. New Phytologist, 2008, 177(1): 17-32.

[11] Chambers J Q, Tribuzy E S, Toledo L C, Crispim B F, Higuchi N, dos Santos J, Araújo A C, Kruijt B, Nobre A D, Trumbore S E. Respiration

from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. Ecological Applications, 2004, 14(sp4): 72-88.

[12] Harris N L, Hall C A S, Lugo A E. Estimates of species- and ecosystem-level respiration of woody stems along an elevational gradient in the Luquillo Mountains, Puerto Rico. Ecological Modelling, 2008, 216(3/4): 253-264.

[13] Robertson A L, Malhi Y, Farfan-Amezquita F, Aragao L E O C, Espejo J E S, Robertson M A. Stem respiration in tropical forests along an elevation gradient in the Amazon and Andes. Global Change Biology, 2011, 16(12): 3193-3204.

[14] Katayama A, Kume T, Komatsu H, Ohashi M, Matsumoto K, Ichihashi R, Kumagai T, Otsuki K. Vertical variations in wood CO_2 efflux for live emergent trees in a Bornean tropical rainforest. Tree Physiology, 2014, 34(5): 503-512.

[15] Stockfors J, Linder S. Effect of nitrogen on the seasonal course of growth and maintenance respiration in stems of Norway spruce trees. Tree Physiology, 1998, 18(3): 155-166.

[16] Ceschia É, Damesin C, Lebaube S, Pontailler J Y, Dufrêne É. Spatial and seasonal variations in stem respiration of beech trees (*Fagus sylvatica*). Annals of Forest Science, 2002, 59(8): 801-812.

[17] Wieser G, Bahn M. Seasonal and spatial variation of woody tissue respiration in a *Pinus cembra* tree at the alpine timberline in the central Austrian Alps. Trees, 2004, 18(5): 576-580.

[18] Maunoury F, Berveiller D, Lelarge C, Pontailler J Y, Vanbostal L, Damesin C. Seasonal, daily and diurnal variations in the stable carbon isotope composition of carbon dioxide respired by tree trunks in a deciduous oak forest. Oecologia, 2007, 151(2): 268-279.

[19] Acosta M, Pavelka M, Pokorný R, Janouš D, Marek M V. Seasonal variation in CO_2 efflux of stems and branches of Norway spruce trees. Annals of Botany, 2008, 101(3): 469-477.

[20] Brito P, Morales D, Wieser G, Jiménez M S. Spatial and seasonal variations in stem CO_2 efflux of *Pinus canariensis* at their upper distribution limit. Trees, 2010, 24(3): 523-531.

[21] Tarvainen L, Räntfors M, Wallin G. Vertical gradients and seasonal variation in stem CO_2 efflux within a Norway spruce stand. Tree Physiology, 2014, 34(5): 488-502.

[22] Paembonan S A, Hagihara A, Hozumi K. Long-term measurement of CO_2 release from the aboveground parts of a hinoki forest tree in relation to air temperature. Tree Physiology, 1991, 8(4): 399-405.

[23] Stockfors J. Temperature variations and distribution of living cells within tree stems: implications for stem respiration modeling and scale-up. Tree Physiology, 2000, 20(15): 1057-1062.

[24] Ryan M G. Effects of climate change on plant respiration. Ecological Applications, 1991, 1(2): 157-167.

[25] Atkin O K, Tjoelker M G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. Trends in Plant Science, 2003, 8(7): 343-351.

[26] Acosta M, Pokorný R, Janouš D, Marek M V. Stem respiration of Norway spruce trees under elevated CO_2 concentration. Biologia Plantarum, 2010, 54(4): 773-776.

[27] Zhu L W, Zhao P, Ni G Y, Cao Q P, Zhou C M, Zeng X P. Individual- and stand-level stem CO_2 efflux in a subtropical *Schima superba* plantation. Biogeosciences, 2012, 9(10): 3729-3737.

[28] Ryan M G, Gower S T, Hubbard R M, Waring R H, Gholz H L, Cropper W P Jr, Running S W. Woody tissue maintenance respiration of four conifers in contrasting climates. Oecologia, 1995, 101(2): 133-140.

[29] Amthor J S. The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later. Annals of Botany, 2000, 86(1): 1-20.

[30] Melillo J M, McGuire A D, Kicklighter D W, Moore B, Vorosmarty C J, Schloss A L. Global climate change and terrestrial net primary production. Nature, 1993, 363(6426): 234-240.

[31] Turnbull M H, Whitehead D, Tissue D T, Schuster W S F, Brown K J, Griffin K L. Responses of leaf respiration to temperature and leaf characteristics in three deciduous tree species vary with site water availability. Tree Physiology, 2001, 21(9): 571-578.

[32] Atkin O K, Zhang Q S, Wiskich J T. Effect of temperature on rates of alternative and cytochrome pathway respiration and their relationship with the redox poise of the Quinone pool. Plant Physiology, 2002, 128(1): 212-222.

[33] Covey-Crump E M, Attwood R G, Atkin O K. Regulation of root respiration in two species of *Plantago* that differ in relative growth rate: the effect of short- and long-term changes in temperature. Plant, Cell & Environment, 2002, 25(11): 1501-1513.

[34] Loveys B R, Atkinson L J, Sherlock D J, Roberts R L, Fitter A H, Atkin O K. Thermal acclimation of leaf and root respiration: an investigation comparing inherently fast- and slow-growing plant species. Global Change Biology, 2003, 9(6): 895-910.

[35] Lavigne M B. Comparing stem respiration and growth of jack pine provenances from northern and southern locations. Tree Physiology, 1996, 16(10): 847-852.

[36] Yang Y, Zhao M, Xu X T, Sun Z Z, Yin G D, Piao S L. Diurnal and seasonal change in stem respiration of *Larix principis-rupprechtii* trees, northern China. PLoS One, 2014, 9(2): e89294.

[37] Damesin C, Ceschia E, Le Goff N, Ottorini J M, Dufrêne E. Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. New Phytologist, 2002, 153(1): 159-172.

[38] McGuire M A, Cerasoli S, Teskey R O. CO_2 fluxes and respiration of branch segments of sycamore (*Platanus occidentalis* L.) examined at different sap velocities, branch diameters, and temperatures. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(8): 2159-2168.

[39] Kim M H, Nakane K, Lee J T, Bang H S, Na Y E. Stem/branch maintenance respiration of Japanese red pine stand. Forest Ecology and Management, 2007, 243(2/3): 283-290.

[40] Gruber A, Wieser G, Oberhuber W. Intra-annual dynamics of stem CO_2 efflux in relation to cambial activity and xylem development in *Pinus cembra*. Tree Physiology, 2009, 29(5): 641-649.

[41] 孙涛, 刘瑞鹏, 李兴欢, 毛子军, 黄唯, 董利利. 模拟氮沉降对东北地区兴安落叶松树干呼吸的影响. 生态学报, 2015, 35(11): 3684-3691.

[42] Rossi S, Deslauriers A, Morin H. Application of the Gompertz equation for the study of xylem cell development. Dendrochronologia, 2003, 21(1): 33-39.

[43] 许飞, 王传宽, 王兴昌. 东北东部 14 个温带树种树干呼吸的种内种间变异. 生态学报, 2011, 31(13): 3581-3589.

[44] Yuste J C, Janssens I A, Carrara A, Ceulemans R. Annual Q_{10} of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. Global Change Biology, 2004, 10(2): 81-94.

[45] Sampson D A, Janssens I A, Yuste J C, Ceulemans R. Basal rates of soil respiration are correlated with photosynthesis in a mixed temperate forest. Global Change Biology, 2007, 13(9): 2008-2017.

[46] Janssens I A, Pilegaard K. Large seasonal changes in Q_{10} of soil respiration in a beech forest. Global Change Biology, 2003, 9(6): 911-918.

[47] Atkin O K, Bruhn D, Hurry V M, Tjoelker M G. *Evans review No.*2: the hot and the cold: unravelling the variable response of plant respiration to temperature. Functional Plant Biology, 2005, 32(2): 87-105.

[48] Eklund L, Lavigne M B. Restricted lateral gas movement in *Pinus strobus* branches. Trees, 1995, 10(2): 83-85.

[49] 庞卓, 余新晓, 朱建刚. 树干自然温度梯度变化对热扩散法测算树干液流速率的影响. 生态学报, 2010, 30(3): 635-644.

[50] Gaumont-Guay D, Black T A, Barr A G, Jassal R S, Nesic Z. Biophysical controls on rhizospheric and heterotrophic components of soil respiration in a boreal black spruce stand. Tree Physiology, 2008, 28(2): 161-171.

[51] Tjoelker M G, Oleksyn J, Reich P B. Modelling respiration of vegetation: evidence for a general temperature-dependent Q_{10}. Global Change Biology, 2001, 7(2): 223-230.

[52] Peters J, Morales D, Jimenez M S. Gas exchange characteristics of *Pinus canariensis* needles in a forest stand on Tenerife, Canary Islands. Trees, 2003, 17(6): 492-500.